DIVERSIDAD BIOLOGICA DE UNA COMUNIDAD DE QUIROPTEROS Y SU RELACION CON LA ESTRUCTURA DEL HABITAT DE BOSQUE DE GALERIA, SERRANIA DE LA MACARENA, COLOMBIA

Pedro Sánchez-Palomino
María del Pilar Rivas Pava
Alberto Cadena

Resumen

Sánchez-Palomino, P., Rivas Pava, M.P. & A. Cadena. Diversidad Biológica de una comunidad de quirópteros y su relación con la estructura del hábitat de bosque de galería, Serranía de la Macarena- Caldasia **18** (3):343-355. - ISSN 0366-5232.

Se estudió la diversidad, dominancia y uniformidad de especies de una comunidad de quirópteros de bosques de galería en la Serranía de la Macarena, y se analizó la estructura, complejidad y heterogeneidad de hábitat muestreado. El ensamblaje de especies no parece ser constante en el número ni en la identidad taxonómica, y presenta diferencias temporales y posiblemente espaciales; la dominancia se concentra en pocas especies con subdominancia de otras y una elevada proporción de especies raras, tendencia común en comunidades animales. Los valores de diversidad y complejidad para la zona son altos, lo que permite calificar a los bosques de galería muestreados como un hábitat complejo.

Palabras clave: Bosque de galería, Colombia, diversidad, quirópteros, Serranía de la Macarena, Ecología.

Abstract

The diversity, dominance and evenness of a bat community of riparian forest was studied in the Serranía La Macarena Colombia, and it was analysed the structure, complexity and heterogeneity of the habitat. The assemblage of species had variations temporal and spatial, and the dominance was of a few species with subdominance of others. The value of diversity and complexity of the habitat was high, qualifying the riparian forest as a complex habitat.

Key words: Gallery forest, Colombia, bats, diversity, Serranía de la Macarena, Ecology.

Introducción

Las causas que determinan los patrones de mayor diversidad en los trópicos no están bien entendidas, se asume que los complejos procesos ecológicos son típicos de los ecosistemas tropicales y causan altos valores de diversidad, en unión con importantes diferencias históricas y filogenéticas; aunque como dicen Lacher y Mares (1986), las complejas interacciones ecológicas podrían resultar de una alta diversidad y no necesariamente ser la causa.

Además, las características del hábitat, como la complejidad o desarrollo vertical del bosque y heterogeneidad o variedad horizontal del ambiente, pueden determinar la diversidad biológica de un lugar (August, 1983). El mismo autor destaca la importancia de estas dos características para la estructuración de comunidades de mamíferos tropicales y como una aproximación a la cantidad de nichos disponibles en el hábitat.

Es indudable que la estructura del hábitat puede influir en la fauna que se encuentra asociada (Dueser & Shugart, 1978). Es posible que exista una división o segregación vertical en el uso de los estratos del bosque, lo que permitiría la coexistencia de un mayor número de especies. Igualmente, la oferta ambiental de recursos críticos, especialmente alimento y refugios, podría ser mayor y más variados en ecosistemas horizontalmente heterogéneos. Según Laval & Fitch (1977) la mayor diversidad de quirópteros se correlaciona con la mayor complejidad y heterogeneidad de los hábitats, factores que pueden causar la disminución de la amplitud del nicho de las especies y el incremento de la exclusión competitiva. Como afirma August (1983) un hábitat complejo podría ofrecer mayor cantidad de nichos potenciales que un hábitat estructuralmente simple o sencillo.

Cuando dos o más especies compiten por recursos una o algunas de ellas obtendrá resultados más satisfactorios en el uso de la gama de recursos ambientales. Esto se traduce en mayor éxito reproductivo y consecuentemente en una mayor dominancia. A largo plazo, los fenómenos de competencia obligan a las especies menos adaptadas a disminuir su número, seleccionar un hábitat diferente, cambiar su régimen alimenticio, sus estrategias de forrajeo o cualquier otra modificación que pueda traducirse en una disminución de la competencia.

Se supone que la dominancia es una constante ecológica y el hecho de que prevalezca una u otra especie parece depender del azar y de cuál ocupe primero un nicho. La primera especie que entre en contacto con un nuevo eje de recursos ambientales incrementa sus posibilidades de éxito reproductivo y su población crece rápidamente, antes de que surjan fenómenos de competencia con otras especies.

La dominancia es un componente fundamental en la estructuración de las comunidades. Las especies dominantes son el centro de las interacciones de las que dependen muchas otras especies en una comunidad. Mientras las especies dominantes explican la corriente de energía en cada grupo trófico, las raras, más numerosas, condicionan la diversidad de los grupos tróficos y en las comunidades completas. Margalef (1982), define la diversidad como una expresión de las regularidades que existen en las relaciones entre especies y sería una expresión de la estructura que resulta de las formas de interacción entre los elementos de un sistema.

En este trabajo se presenta la diversidad biológica de la comunidad de quirópteros en bosques de galería en el norte de la Serranía de La Macarena, en relación con la complejidad y heterogeneidad estructural del hábitat.

Area de estudio

El sitio de estudio se ubica a los 3° 10' de latitud norte y los 73° 57' de longitud oeste, en el departamento del Meta, Municipio de San Juan de Arama, sector norte de la Reserva Nacional Natural La Macarena, con alturas entre los 450 y 500 msnm.

El clima es monomodal con precipitaciones máximas en los meses de junio y julio, y mínimas de diciembre a marzo. La precipitación y temperatura promedio anuales son de 2.973 mm y 24 °C respectivamente.

La vegetación de la zona de estudio es de sabanas naturales o pajonal abierto, donde dominan especies de gramíneas de hasta 60 cm y arbustos (*Hyptis* spp. y *Miconia* spp.); además, es característica la presencia de islotes dispersos de bosque denominados "matas de monte". A lo largo de caños y quebradas de la zona se encuentra bosque ripario que puede ser no inundable o estacionalmente inundable. El primero tiene un estrato arbóreo con alturas entre 15 y 20 m, con especies perennifolias y caducifolias, con lianas y palmas abundantes. El segundo presenta un estrato superior de 13 a 15 m de altura dominado por la palma *Mauritia flexuosa*. Son frecuentes también pequeñas cubetas lacustres o pantanos estacionales con vegetación graminoide y arbustos en los márgenes.

Metodología

Se muestrearon los bosques de galería en lugares con diferentes grados de intervención, el ecotono bosque-sabana y ocasionalmente las "matas de monte" en el sector norte de la Serranía de la Macarena. Los murciélagos se capturaron durante 4 períodos de 15 días de duración cada uno, entre abril de 1988 y agosto de 1989. Se completaron 36 noches de trabajo, equivalentes a 216 horas de muestreo.

La riqueza de especies se tomó como el número de especies en la muestra. Para calcular la dominancia se utilizó el índice de diversidad de Simpson. La diversidad se calculó mediante el índice de Shannon-Wiener (H'). La uniformidad se calculó con el índice modificado de Hill (1973) que se expresa como la razón entre el número de especies muy abundantes (N_2) y las especies abundantes (N_1) (Ludwig & Reynolds, 1988). Se calcularon las varianzas de los índices de dominancia y diversidad mediante el método de Jack-knife y se hicieron comparaciones de éstos índices para los diferentes meses de muestreo mediante la prueba t (Sokal & Rohlf, 1981).

Análisis del hábitat

De acuerdo a la metodología propuesta por August (1983), se realizó una aproximación a la cantidad de nichos disponibles en el hábitat, y se determinó su grado de complejidad y heterogeneidad, mediante variables que miden tanto la estratificación del bosque como la distribución horizontal de la vegetación y derivar un índice de complejidad y heterogeneidad del hábitat. La complejidad se define como el desarrollo de la estratificación florística y biotipológica de la vegetación y la heterogeneidad como la irregularidad espacial en la distribución de la vegetación en la zona.

Se escogieron siete unidades de muestreo circulares dentro de los bosques de galería de los caños La Curía y Guamalito. Se buscó la mayor homogeneidad interna posible ya que como dice Crisci (1983) "siempre existirá cierta variación interna posible de eludir". De acuerdo con Matteucci y Colma (1982) cada unidad fue delimitada por un círculo de radio de cuatro metros para realizar los conteos y las estimaciones de las coberturas. En cada unidad de trabajo se midieron 21 variables (tabla 1). Se utilizó el análisis de componentes principales (ACP) para interpretar cualitativamente las relaciones entre las variables del hábitat y derivar los índices de complejidad y de heterogeneidad. Debido a que los factores registrados en el primer componente principal condensan la varianza presente en las variables originales, se utilizó esta propiedad para derivar los índices propuestos. Para derivar el índice de complejidad y la descripción cualitativa del hábitat se calcularon los componentes principales a través de la técnica **R** (que asocia variables), mientras que para derivar el índice de heterogeneidad se realizó el análisis de componentes principales a través de la técnica **Q** (que asocia unidades de trabajo o levantamientos).

Se obtuvo el promedio de cada una de las 21 variables registradas en los siete levantamientos. Se tomó el índice de complejidad como el promedio de las variables, ponderadas por su correspondiente factor de carga o eigenvalores sobre el primer componente principal (August, 1983). Se considera que si un hábitat es complejo y homogéneo, todos los factores de ponderación del primer componente principal (PCI) serían de magnitud grande. Por otro lado, es de esperar que un hábitat heterogéneo presente una variación considerable en los cálculos de los factores de carga de las variables sobre el primer componente principal. Por lo tanto la desviación estándar de los promedios de los factores registrados con base en el PCI se tomó como un índice de heterogeneidad del hábitat.

Resultados

Se capturaron un total de 919 individuos pertenecientes a 39 especies (Sánchez-Palomino *et al.*, 1993).

Los valores de dominancia obtenidos mediante el índice de Simpson se muestran en la tabla 2. En agosto, cuando se registraron 21 especies se presentó mayor dominancia de unas pocas especies: *Carollia perspicillata*, *Artibeus fuliginosus* y *Artibeus planirostris* que incluye también a *Artibeus lituratus* y *Desmodus rotundus*. Las 17 especies restantes registradas en este período mostraron baja abundancia (entre uno, 0.318% y cinco individuos, 1.59%). En el mes de mayo cuando se registraron 25 especies la dominancia estuvo representada por *Carollia*

Tabla 1. Variables medidas en el hábitat de bosque de galería, Serranía de la Macarena, Meta, Colombia, 1988.

VARIABLE	DESCRIPCION
ATD	Altura aproximada del dosel (m).
ARH	Altura dominante de la vegetación herbácea (cm).
XALA	Altura media de árboles (m).
XALAR	Altura media de arbustos (m).
DA	Densidad de árboles
DHR	Densidad de hierbas
DAR	Densidad de arbustos
XDAP	Diámetro promedio a la altura del pecho de árboles (cm)
XDAPa	Diámetro promedio a la altura del pecho de arbustos (cm)
NIA	Número de individuos de árboles
NIAR	Número de individuos de arbustos
NSPA	Número de especies de árboles
NSPAR	Número de especies de arbustos
CAD	Cobertura del estrato arbóreo (%)
CAR	Cobertura del estrato arbustivo (%)
CHR	Cobertura del estrato herbáceo (%)
CHO	Cobertura de hojarasca (%)
CSD	Cobertura de suelo desnudo (%)
VDCA	Varianza de las distancias de los árboles al centro del área de trabajo
VDCAR	Varianza de las distancias de los arbustos al centro del área de trabajo
CVA	Continuidad de la vegetación arborescente en una escala de 0 (discontinua) a 4 (continua).

castanea, *Carollia perspicillata* y *Artibeus planirostris*, mientras que ninguna de las restantes presentó más de cuatro individuos (1.9%). En abril y julio la dominancia fue más o menos similar pero en abril las cinco especies dominantes fueron *Carollia castanea*, *Carollia perspicillata*, *Artibeus planirostris*, *Uroderma bilobatum* y *Uroderma magnirostrum*, en julio las dos especies del género *Uroderma* son "reemplazadas" por *Artibeus lituratus* y *Desmodus rotundus*.

Diversidad y uniformidad

La diversidad de especies (H') tuvo menores valores en mayo y agosto (1.8 y 1.3 respectivamente), en comparación con abril (H'=2.26) y julio (H'=2.09), y con una mayor dominancia en estos meses (tabla 2). Los valores de uniformidad fueron más bajos también en estos meses. Estos dos componentes de la diversidad se manifiestan por lo tanto en los valores de diversidad ya que ésta resulta mayor cuando hay bajos valores de dominancia y altos valores de uniformidad. Por esto en mayo y agosto la diversidad total fue baja, debido a la mayor concentración de dominancia en unas pocas especies, traducido esto a su vez en los más bajos valores de uniformidad (tabla 2). Estos resultados se confirman por las comparaciones estadísticas, ya que los valores de los índices de Simpson y Shannon fueron significativamente diferentes entre los diferentes períodos de muestreo (tablas 3a y 3b).

Análisis del hábitat

Tabla 2. Indices descriptivos de la comunidad de quirópteros de bosque de galería, Serranía de La Macarena, Colombia, 1988.

Indices	Abril	Mayo	Julio	Agosto	Total
Riqueza S	28	25	24	21	39
Dominancia D	0.218	0.346	0.233	0.494	0.329
Diversidad H'	2.261	1.833	2.090	1.335	1.970
Uniformidad E	0.417	0.359	0.464	0.366	0.330

S = Número de especies; D = Simpson;
H'= Shannon-Wiener; E = Razón modificada de Hill.

Tabla 3a. Valores de t obtenidos de las comparaciones de la dominancia (índice de SIMPSON) para los cuatro muestreos, de la comunidad de murciélagos de bosques de galería, Serranía de La Macarena. Entre paréntesis los grados de libertad; *= $p<0.05$.

	Abril	Mayo	Julio	Agosto
ABRIL	-	-14.67* (51)	-2.95* (50)	-21.27* (47)
MAYO		-	12.27* (47)	-9.74* (44)
JULIO			-	-19.13* (43)
AGOSTO				-

Tabla 3b. Valores de t obtenidos de las comparaciones de la diversidad (índice de SHANNON) para los cuatro muestreos, de la comunidad de murciélagos de bosques de galería, Serranía de La Macarena. Entre paréntesis los grados de libertad; *= p<0.05.

	Abril	Mayo	Julio	Agosto
ABRIL	-	13.59* (51)	8.0 * (50)	23.78* (47)
MAYO		-	58.49* (47)	10.84* (44)
JULIO			-	18.70* (43)
AGOSTO				-

El análisis de componentes principales mostró que las características del hábitat que aparentemente tienen mayor importancia para explicar su estructura son el número de individuos de arbustos, las coberturas de los estratos arbóreo, arbustivo y herbáceo, en menor proporción la cobertura del suelo desnudo y de la hojarasca, y finalmente la altura del estrato herbáceo.

Los valores de los índices de complejidad y heterogeneidad encontrados en el presente estudio, identificado como bosques de galería (B. Gal) se presentan en la tabla 4 junto con los valores de los mismos índices en algunos hábitats tropicales reportados por AUGUST (1983). Ya que se utilizó básicamente el mismo grupo de variables y el mismo método de derivación de los índices, se ve que el hábitat muestreado es complejo en cuanto a número de estratos verticales y poco heterogéneo. Esto último puede ser explicado por la selección de las unidades de muestreo, ya que se trató de medir las variables en zonas subjetivamente homogéneas.

Discusión

El patrón del ensamble de especies en la comunidad estudiada no parece ser constante en el número ni en la identidad taxonómica de las especies, ya que presentan diferencias temporales y posiblemente espaciales (en y dentro de tipos de ecosistemas). Estas observaciones concuerdan con los patrones generales que menciona FLEMING (1986) para los murciélagos filostómidos neotropicales en relación con la composición taxonómica, la distribución geo-

Tabla 4. Valores de los índices de complejidad y heterogeneidad en algunos hábitats reportados por AUGUST (1983) y los del presente estudio.

Indice	SBN	B.seco	Matas	BGI	BGII	B.Gal
Complejidad	-6.39	-4.2	-0.9	5.33	6.37	**5.27**
Heterogeneidad	1.17	4.18	6.09	2.09	2.55	**0.06**

SBN: sabanas de gramíneas;
B. seco: bosque seco;
Matas: vegetación dentro de las matas de monte;
BGI y BGII: dos bosques de galería;
B. Gal: bosque de galería muestreado en el presente estudio.

gráfica y altitudinal. Las características ambientales de la zona de estudio condicionan valores de diversidad que pueden considerarse altos. Aunque en abril la mayor diversidad de especies se explicaría tanto por un mayor número de especies en la comunidad (25 especies) como por una distribución más regular de los individuos dentro de ellas (mayor uniformidad), en el mes de julio al parecer la diversidad se incrementa debido al efecto de la alta uniformidad. No obstante, el peso que ejerce el mayor número de especies en abril sería superior que el ejercido por la alta uniformidad en julio, lo que resulta una mayor diversidad en el mes de abril.

En general, se puede afirmar como tendencia notoria que tres especies, *Carollia castanea*, *Carollia perspicillata* y *Artibeus planirostris*, son permanentes y dominantes, y aunque otras especies pueden llegar a ejercer alguna dominancia en la comunidad, su efecto puede ser temporal y ocasionalmente podrían ser reemplazadas por otras especies.

Los bajos valores de diversidad en mayo y agosto, en relación con los otros meses, se debe a la mayor concentración de dominancia en unas pocas especies, traducido esto a su vez en los más bajos valores de uniformidad. Sin embargo, la mayor diversidad en mayo (H' = 1.8) con relación a agosto (H' = 1.3) sería explicable por la mayor riqueza de especies en el primero y a la mayor concentración de dominancia en el segundo mes, pues los valores de uniformidad resultan similares (E = 0.359 y 0.366 respectivamente).

Así, en esta comunidad como un ente dinámico, la dominancia se concentra en unas pocas especies, con una subdominancia de otras que representan un mayor número de especies que las dominantes y una elevada proporción de especies raras.

Patrones similares en la estructura comunitaria manifestados en los valores de dominancia, uniformidad y diversidad del presente estudio han sido detectados constantemente en comunidades de murciélagos estudiados con métodos similares, como en Costa Rica (FLEMING, 1973; LAVAL & FITCH, 1977), Panamá (FLEMING *et al.*, 1972), Venezuela (SORIANO, 1983), Brasil (MARQUES, 1979) y Colombia (ARATA Y VAUGHN, 1970; MUÑOZ, 1990). En la tabla 5 se muestran los resultados de algunos de los trabajos realizados en el trópico y los obtenidos en el presente estudio.

Los mayores valores obtenidos en los ecosistemas de Costa Rica por LAVAL & FITCH (1977) están influenciados por los muestreos con trampas en donde se colectaron hasta 10 especies de murciélagos que corrientemente no se capturan o son poco frecuentes en las mallas. Por otro lado, los valores extremos que presenta MUÑOZ (1990) para dos localidades de Colombia, Puerto Triunfo (3.64) y La Tebaida (0.49), en el departamento de Antioquia, indudablemente deben manifestar un sesgo derivado del número de noches muestreadas. En relación con las tendencias que muestran los otros valores de diversidad y uniformidad de especies en la tabla 5, son ya conocidas las grandes diferencias espaciales y temporales que se pueden detectar en las comunidades de murciélagos. También hay evidencia que indica que, paralelo al mayor número de especies, la diversidad es más alta en los bosques húmedos o lluviosos del trópico y disminuye a lo largo de gradientes de humedad y altitud (HUMPHREY & BONACCORSO, 1979; GRAHAM, 1983; SORIANO, 1983; MUÑOZ, 1990). Sin embargo, FLEMING (1973) y WILSON (1974, citado por LACHER & MARES, 1986) argumentan que el aumento en los valores de diversidad cuando disminuye la latitud, no es un patrón general para todos los taxa de mamíferos, ya que se restringe a los murciélagos.

De otra parte, HANDLEY (1967) al muestrear estratos superiores del bosque incrementó el número de especies de 18 a 25 y la diversidad de 1.93 a 2.40; MARQUES (1979) muestreó gran

Tabla 5. Comparación de riqueza (S), diversidad (H') y uniformidad (E) de varias comunidades de quirópteros de algunos ecosistemas tropicales.

Localidad y ecosistema	Altura msnm	P mm	#N	N	S	H'	E	Ref
- Cristóbal, Panamá Z.C. B. Húmedo Tropical	5	3000	44	1128	31	1.979	0.57	(1)
- La Pacífica, Costa Rica B.Seco Trop. Galería	45	1562	42	964	27	2.074	0.63	(1,2)
- Balboa, Panamá Z.C. B. Seco Tropical	50	1750	34	1048	27	1.893	0.57	(1)
- La Selva, Costa Rica B. Húmedo Tropical	100	3961	34	1208	40	2.69	0.68	(2)
- Buenaventura, Colombia B. Pluvial Tropical	<100	>7000	39*	512	12	1.97	0.638	(3)
- Pto.Triunfo, La Popala Antioquia, Colombia	350	-	-	330	26	3.64	0.63	(5)
- S.La Macarena. Colombia Bosque de Galería	**500**	**2973**	**36**	**919**	**39**	**1.97**	**0.33**	**(7)**
- La Tebaida. Antioquia, Colombia	750	-	-	66	8	0.49	0.38	(5)
- Amazonas. Brasil. Igapó Inundable. Intervenido		2000			32	2.08	0.6	(6)
- Monteverde, Costa Rica B. húmedo premontano	1500	2482	25	593	22	1.94	0.63	(2)
- Monte Zerpa, Venezuela B. nublado mont. bajo	2100	2045	48*	405	10	1.615	0.714	(4)
- Monterrey, Venezuela B. nublado mont. alto	2800	2000*	38*	336	12	1.918	0.806	(4)

Z.C.= Zona del Canal.* = datos aproximados a partir de los datos del autor respectivo. S = número de especies; P = precipitación; N = número de individuos; #N = número de noches de muestreo.

Referencias: (1): Fleming *et al.* (1972); (2): LaVal & Fitch (1977); (3): Arata & Vaughn (1970); (4): Soriano (1983); (5): Muñoz (1990); (6): Marques (1979); (7): el presente trabajo.

variedad de biotopos en la amazonia brasilera y encontró una diversidad de 2.09. Datos como estos sugieren patrones de especialización en los estratos de forrajeo y en el hábitat y la posibilidad de migraciones estacionales entre hábitats y posiblemente entre ecosistemas.

Relación entre la diversidad y el hábitat

August (1983), quien trabajó en los llanos venezolanos calculó índices de complejidad y heterogeneidad para cinco hábitats diferentes: sabana, que corresponde a una pradera de gramíneas con algunas palmas y arbustos esparcidos (SBN); un hábitat semi-inundable, conformado por un mosaico de praderas naturales e islas de bosque (matas), homólogo al que en este estudio denominamos "matas de monte"; un hábitat seco, conformado por un mosaico de árboles pequeños y arbustos leñosos altos, el cual permanece seco aún en épocas de lluvia debido a que el suelo es bien drenado (B. seco) y finalmente dos bosques riparios o de galería cercanos a corrientes permanentes de agua (BGI y BGII) (tabla 4). Los hábitats estudiados por este autor en Venezuela corresponderían de manera equivalente a los que se encuentran en la región en donde fue realizado el presente estudio.

El valor del índice de heterogeneidad calculado en el presente trabajo resulta comparativamente muy bajo. Esto se debe posiblemente a que los muestreos se realizaron dentro de los bosques de galería (B. Gal.), en sitios seleccionados subjetivamente, con una uniformidad evidente y sin incluir varios de los otros microhábitas de zonas aledañas.

El valor de complejidad encontrado por nosotros es elevado y de magnitud similar con el reportado por August (1983) para uno de los bosques de galería (BGI). Estos datos nos sugieren calificar los bosques de galería de los caños La Curía y Guamalito como hábitats complejos, en el sentido del desarrollo de varios estratos verticales de la vegetación, coberturas, número de individuos y de especies de árboles, arbustos, etc. Para algunos grupos de quirópteros un hábitat complejo ofrecería mayores posibilidades de alimento y probablemente refugios más numerosos y eficientes, lo cual podría dar posibilidad a la coexistencia de mayor número de especies. Humphrey & Bonaccorso (1979) presentan evidencia de que la estratificación del bosque en temperatura, humedad e intensidad de luz, es un factor que puede afectar a los murciélagos que se refugian en el follaje. Sin embargo, Humphrey & Bonaccorso (*op. cit.*) y McNab (1971) argumentan que podría esperarse que los refugios no limiten la abundancia de los filostómidos ni la estructura de la comunidad, aunque sí podrían limitar la distribución de algunos carnívoros migratorios, hematófagos e insectívoros. Por otro lado, la distribución espacial y temporal del recurso alimenticio, su valor nutritivo en relación con el tipo de alimento y el beneficio energético obtenido, sumados a las relaciones de competencia podrían condicionar y afectar las estrategias de forrajeo (Humphrey & Bonaccorso, 1979).

Un hábitat heterogéneo permitiría a su vez la posibilidad de un intercambio constante de la fauna entre zonas aledañas lo que facilita el aprovechamiento de recursos que ofrezcan otros hábitats cercanos. Además, McNab (1971) considera que el número de especies en un área podría depender de la distancia de fuentes adicionales de especies de quirópteros y de la estructura del hábitat.

Es indudable que los diferentes ambientes de la localidad del presente estudio deben poseer unos elementos faunísticos propios aunque si bien entre ellas podría existir un flujo estacional y aún diario, que depende de la oferta del recurso alimenticio.

Las características ecológicas de la zona deben contribuir de manera significativa a explicar la diversidad de especies de murciélagos, así como las variaciones temporales de los parámetros de la comunidad en función de la dinámica de la productividad de los bosques y la consecuente oferta del recurso alimenticio. Como mencionan LaVal & Fitch (1977), los hábitats alterados usualmente concentran varias especies de *Piper*, *Solanum*, *Cecropia*, *Vismia* y otras plantas utilizadas frecuentemente por los frugívoros.

Fleming (1986) menciona que la aparente estratificación en el uso del bosque incluye las diferentes estarategias de forrajeo que presentan los murciélagos y concluye que la estratificación vertical en el uso del bosque por parte de los murciélagos neotropicales, es básicamente la misma que se presenta en las aves neotropicales.

Se discute generalmente que la complejidad estructural del hábitat produciría diversificación de fuentes de alimento lo que permite la llegada de nuevas especies, especialización o generalización en los hábitos tróficos, en un fenómeno al parecer regulado por la heterogeneidad espacial en la disposición de los recursos. Ibañez (1981) propone que los ambientes más homogéneos, como las selvas bajas, ofrecen menos nichos que las sabanas salpicadas de matas de monte y bosques de galería. En este último medio existen muchas gradaciones de espesura, desde grandes espacios abiertos a intrincadas masas forestales que determinan la presencia de numerosos ecotonos, lo que permite la convivencia de un elevado número de especies.

Agradecimientos

Al personal del Instituto de Ciencias Naturales, lugar donde se llevó a cabo la investigación. Al personal de la Estación La Curía, del INDERENA por su colaboración durante la fase de campo. A nuestros colegas y amigos Marcela Gómez-Laverde, Olga Lucía Montenegro y Hugo López por su apoyo. Agradecemos especialmente al revisor anónimo de este artículo, por su cuidadoso trabajo.

Literatura citada

Arata, A.A. & J.B. Vaughn. 1970. Analysis of the relative abundance and reproductive activity of bats in southwestern Colombia. Caldasia 10:517-524.

August, P.V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. Ecology 64:1495-1507.

Crisci, J.V. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxomonía numérica. Monografías de la O.E.A. (Organización de los Estados Americanos). Serie de Biología, número 26. 132 pp.

Dueser, R.D. & H.H. Shugart, Jr. 1978. Microhabitats in a forest-floor small mammal fauna. Ecology 59:89-98.

Fleming, T.H. 1973. Number of mammal species in North and Central American communities. Ecology 54:555-563.

__________. 1986. The structure of neotropical bat communities: a preliminary analysis. Rev. Chilena Hist. Nat. 59:135-150.

__________, **E. T. Hooper & D. E. Wilson.** 1972. Three central american bat communities: structure, reproductive cycles and movement patterns. Ecology 53:555-569.

Graham, G.L. 1983. Changes in bat species diversity along an elevational gradient up the peruvian Andes. J. Mamm. 64:559-571.

Handley, C.O. Jr. 1967. Bats of the canopy of an Amazonian forest. Atas do Simposio sobre a biota Amazonica 5:211-215.

Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. Ecology 54:427-432.

Humphrey, S.R. & F.J. Bonaccorso. 1979. Population and community ecology. In: R.J. BAKER, K. JONES Jr and D.C. CARTER (eds.), *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae, part III* Spec. Publ. Mus. Texas Tech Univ. 16: 1-441.

Ibañez, U.C.J. 1981. Biología y ecología de los murciélagos del Hato "El Frío", Apure, Venezuela. Doñana-Acta Vertebrata. Rev. Vertebr. Est. Biol. Doñana 8: 1-271.

Lacher, T.E. & M.A. Mares. 1986. The structure of neotropical mammal communities: an appraisal of current knowledge. Rev. Chilena Hist. Nat. 59: 121-134.

Laval, R.K. & H.S. Fitch. 1977. Structure, movements and reproduction in three Costa Rican bat communities. Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 69: 1-28.

Ludwig, J.A. & J.F. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology, a primer on methods and computing.* John Wiley & Sons, Inc. Nueva York. 336 pp.

Margalef, R. 1982. *Ecología.* Editorial Omega. Barcelona. 951 pp.

Marques, S.A. 1979. Levantemento preliminar da fauna de morcegos do Parque Nacional da Amazonia com algumas inferencias sobre sua ecologia. Mimeografiado. 35 pp.

Matteucci, S.D. & A. Colma. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Monografías de la O.E.A. (Organización de los Estados Americanos). Serie de Biología, número 22. 168 pp.

McNab, B.K. 1971. The structure of tropical bat faunas. Ecology 52: 352-358.

Muñoz, J. 1990. Diversidad y hábitos alimenticios de murciélagos en transectos altitudinales en un corte transversal en la Cordillera Central Colombiana. Stud. Neotrop. Fauna Environ. 1:1-17.

Sánchez-Palomino, P., P. Rivas-Pava & A. Cadena. 1993. Composición, abundancia y riqueza de especies de la comunidad de murciélagos en bosques de galería en la Serranía de la Macarena (Meta-Colombia). Caldasia 17:301-312.

Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1981. Biometry. W. H. Freeman and Company, N. Y. USA. 859 pp.

Soriano, P.J. 1983. Las comunidades de quirópteros de las selvas nubladas de Mérida. Patrón reproductivo de los frugívoros y estrategias fenológicas de las plantas. Tesis M. Sc., Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela, 113 pp.

Dirección de los autores:

Sánchez-Palomino, P. & Rivas-Pava, M. P. Fundación Ulamá, Apartado 93674, Santafé de Bogotá, Colombia.

Cadena, A. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Santafé de Bogotá, Colombia.